DOI:10.11931/guihaia.gxzw202211057

闽南花岗岩堡状峰乌冈栎种群的表型变异

林毅喆[1]，朱艺耀[2]，付厚华[1]，马良[3]，陈世品[1*]
（1. 福建农林大学 林学院，福州 350002；2. 云霄县林业局，福建 漳州 363399；
3. 福建卫生职业技术学院，福州 350101）

摘要：堡状峰是类似城堡外貌而凸出于周围环境之上的特殊山峰。位于中国闽南乌山风景区堡状峰地貌上的乌冈栎（壳斗科）种群的表型发生了变异，其与原类型的显著不同在于叶背具宿存性黄褐色星状毛。为解释这一现象，该研究对堡状峰顶部的乌冈栎种群分布进行调查，包括其中的变异型、原始型、过渡型，以及堡状峰山脚、另一异域的典型原始型种群被研究，基于叶表皮解剖，利用方差分析统计显微性状的差异，结合生态因子，探究变异的原因及演化的可能途径。结果表明：（1）变异型在山顶西侧形成以其为优势种的常绿阔叶灌丛群落，东侧的小片灌丛以原始型为主，后者内部还有少量过渡型。（2）各种群单细胞毛状体基（STB）与复合毛状体基（CTB）在叶上表皮的密度很低甚至于＜1 mm^{-2}，宏观的表现为无毛。原始型、过渡型、变异型的 STB 密度均值在叶下表皮递增。变异型种群与原始种群相比，叶下表皮 CTB 或典型星状毛（Tst）的密度均值由 0.481~1.122 mm^{-2} 变异至 57.2 mm^{-2}，宏观表现为形成密毛。气孔长宽比在原始型（1.187~1.205）至变异型（1.258）间递增。（3）方差分析结果显示，变异型叶下表皮 STB 与 CTB 密度及气孔长宽比较原始型显著增加（大）（$P\leqslant 0.01$），但气孔密度与尺寸在种群间未表现出规律与差异性（$P>0.05$）。乌山堡状峰顶的土壤贫瘠、水热条件差，综合生境与统计的结果可得，变异型乌冈栎叶背毛状体及气孔长宽比的变异具抵抗干旱或极端气温的功能。由于花粉流未曾间断，因此相比于地理隔离，特殊生境促使乌冈栎发生适应性演化应是该变异产生的主要原因。这一案例为亚热带特殊花岗岩地貌促进种群分化、物种形成提供了直接的证据。

关键词：陆地岛屿系统，乌冈栎，叶显微性状，自然选择，种群分化

中图分类号：Q944　　**文献标识码：**A　　文章编号：

Phenotypic variation of *Quercus phillyreoides* populations on castle peak of southern Fujian, China

LIN Yizhe[1], ZHU Yiyao[2], FU Houhua[1], MA Liang[3], CHEN Shipin[1*]

(1. *College of Forestry*, *Fujian Agriculture and Forestry University*, Fuzhou 350002, China;
2. *Yunxiao County Forestry Bureau*, Zhangzhou 363399, Fujian, China;
3. *Fujian Health College*, Fuzhou 350101, China)

Abstract: Castle peak is a mountain that resembles the appearance of a castle and protrudes above its surroundings. The phenotypes of *Quercus phillyreoides* (Fagaceae) populations located on castle peak in the Wushan Scenic Spot of southern Fujian, China, are variegated. It differs significantly from the original form in the presence of persistent yellow-brown stellate hairs on the leaves abaxial surface. To explain this phenomenon, the distribution of *Q. phillyreoides*

基金项目：国家重点研发计划项目（2019YFD1000400）；君子峰国家级自然保护区维管植物资源调查项目（闽财资环指[2019]15 号）；中医药公共卫生服务补助专项（财社[2019]39 号）。

第一作者：林毅喆(1999 -)，硕士，主要从事生物多样性研究，（E-mail）linyizhe_0220@163.com。
***通信作者：**陈世品，博士，教授，主要从事植物分类学研究，（E-mail）fjcsp@126.com。

populations at the summit of castle peak was investigated, where variant, original, and intermediate forms, as well as typical original populations at the foot of castle peak, another allopatric area, were studied. Differences in micromorphological traits were counted using ANOVA based on leaf epidermal anatomy. Ecological factors were linked with a view to discovering the causes of variation and possible pathways of evolution. The results were as follows: (1) The variant form forms an evergreen broad-leaved scrub community with it as the dominant species on the west side of the summit, and the small patch of scrub on the east side is dominated by the original form, with a few intermediate form individuals within the latter. (2) The density of single trichome base (STB) and compound trichome base (CTB) in the leaf adaxial epidermis of various populations is very low or even <1 mm^{-2}, and the macroscopic expression is glabrous. The mean values of STB density of original, intermediate, and variant forms are increasing in the leaf abaxial epidermis. The mean density of CTB or typical stellate trichome (Tst) on the leaf abaxial epidermis varied from 0.481-1.122 mm^{-2} to 57.2 mm^{-2} in the variant form population compared with the original form populations, which macroscopically shows the formation of dense hairs. The stomatal length-width ratio increases from original (1.187-1.205) to variant (1.258) form. (3) ANOVA results show that variant form leaf abaxial epidermal STB, CTB density and stomatal length-width ratio are significantly increased (larger) than the original form ($P \leqslant 0.01$), but stomatal density and size do not show regularity and variability among populations ($P>0.05$). Poor soil, water and heat conditions at the summit of the Wushan castle peak. Combining the background with the obtained results, the variation in the variant *Q. phillyreoides* leaf abaxial trichomes and stomatal aspect ratio are resistant to drought or temperature extremes. Since pollen flow has not been interrupted, the adaptive evolution of *Q. phillyreoides* due to specific habitats should be the main reason for this variation compared to geographical isolation. The microscopic traits absence significant differences (P > 0.05) between the original form population on the top of castle peak and the rest original form populations, which confirms the variation has been fixed by long-term selection and the short-term environmental influences have had a limited role in shaping the variant traits. This case provides direct evidence that subtropical exceptional granitic landforms promote population differentiation and species formation.
Key words: Continental island system, *Quercus phillyreoides*, leaf microscopic character, natural selection, population differentiation

花岗岩堡状峰（castle peak）（下称堡状峰）是四周由陡直崖壁围限呈城堡状的一种花岗岩地貌类型（梁诗经和文斐成，2010），可连绵成墙状山体。中国东南沿海的堡状峰以新近纪（Neogene）后地质构造发生中度抬升为基础，经化学风化、流水下切侵蚀塑造而来（崔之久等，2007）。堡状峰实际为介于石林（stone forest）与石蛋（pebbly）之间的一种花岗岩过渡地貌类型。其特点为四周陡峻，岩壁裸露，峰顶多少平坦，可沉积土壤。较周边丘陵，堡状峰突兀地伫于山间，生态特征与低地截然不同（Porembski, 2007）。

热带地区的另一种花岗岩地貌“岛山”（inselberg）与堡状峰相似，但区别在于前者构造抬升轻微，经化学风化在平原上形成孤立的岩石露头（崔之久等，2007）。岛山上的植物群落常与周边地区不同，这被认为是孤立山体特殊生境产生的效果（Porembski, 2007）。同时，其孤立程度取决于周围植被类型，较于真实岛屿，生态隔离弥补了岛山之间地理距离相对较短的不足（Porembski, 2007）。生态与距离隔离以及不同于山脚的特殊生境共同作用于岛山的物种演化。就物种多样性而言，有研究显示其他因素（如面积、环境筛）而非隔离距离与物种丰富度间有更大关联（Conceição et al., 2007；Henneron et al., 2019），这

表明在较小空间尺度内，适应性辐射在异质性生境下发生了。大量研究表明（Barbará et al., 2008；Byrne et al., 2019；Feliciano et al., 2022），一些植物种群形态与遗传结构在或远或近的岛山上发生变异，基因流发生不同程度的限制，种群内遗传多样性降低，促进了种群分化与物种形成。

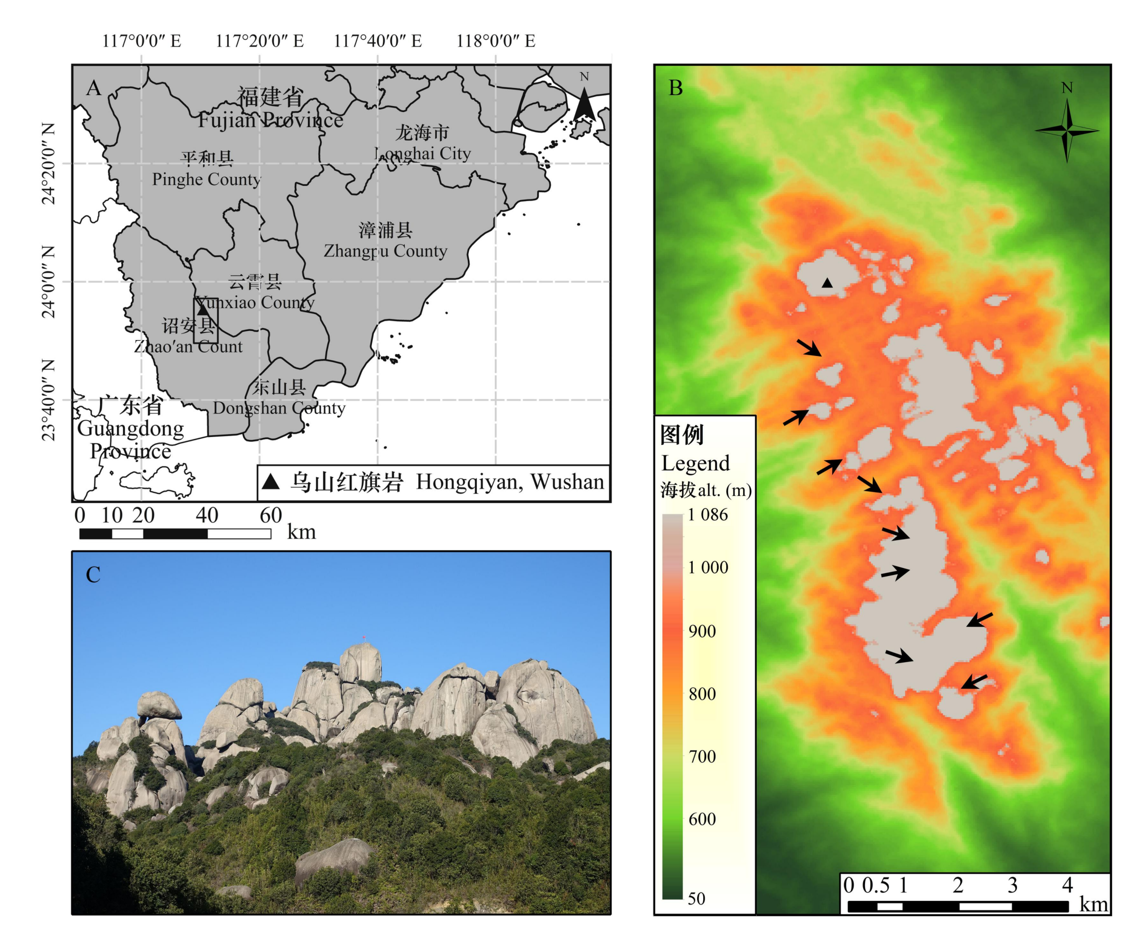
岛山作为陆地岛屿系统用于观察生态现象与物种形成在温带与热带受到长期的关注（Porembski & Barthlott, 2012）。中国拥有不同的地质史，喜马拉雅山脉、阿尔泰-天山地区、中国西南山地这类称作“天空之岛”(空岛，sky islands）的陆地岛屿近年的关注度较高，其中地形地貌及其改变与随之产生的气候变迁对谱系地理结构的影响研究较多（He & Jiang, 2014)。西南地区的盆地、峡谷在更新世冰川期为物种提供相互间隔的小生境避难所，这些避难所便成为遗传分化的中心（Xie et al., 2012；Yang et al., 2012b)，青藏高原的抬升还让异地分化的物种二次相遇发生偶然的杂交种化事件（Yang et al., 2012a；Zhang et al., 2019)，现有证据表明空岛上的高寒植物共享了一连串地质运动引发的谱系地理结构与进化历史（Luo et al., 2016)。然而，在中国亚热带的花岗岩堡状峰、峰丛、峰墙、石林等地貌上开展有关进化与生态的研究甚为少见。

狭义栎属（*Quercus*）全世界约 300 种，中国约 51 种，14 变种，1 变型（中国科学院中国植物志编辑委员会，1998），由于复杂的网状进化历史，具有极高物种多样性（Hipp et al., 2020），受地理与古气候影响让栎属在各地发生适应性演化（Yang et al., 2021)，叶表皮性状常视为重要特征之一被用于种间界定（Deng et al., 2017）。2019 年 11 月，我们在福建省南部漳州云霄、诏安两县交界的乌山风景区开展全国中药资源普查（图版 Ⅰ：A, C)，于乌山主峰红旗岩（Hongqiyan）顶发现一叶柄、叶背显著被星状毛的乌冈栎（*Quercus phillyreoides*）群体（其余性状未表现出显著不同)。经一年的持续观察，发现成熟叶片毛被不脱落。乌冈栎是中国秦岭淮河以南广泛分布的壳斗科（Fagaceae）栎属冬青砾组（Section Ilex）常绿阔叶树，日本也有分布，新叶有时疏被毛，老叶无毛或仅叶背中脉被疏柔毛（中国科学院中国植物志编辑委员会，1998）。对此，我们推测该种群叶表皮特征或多或少发生变异，故对乌山风景区堡状峰山顶、山脚及另一异域的乌冈栎种群做显微形态的比较研究，通过叶解剖获取表皮性状，所得性状数据经方差分析检验与比较。进而探讨以下问题：(1）变异种群哪些叶表皮性状发生了变异，变异的规律与趋势如何。(2）变异产生与堡状峰生境的关系，以及其是否具备生态合理性。(3）种群分化的历史进程，以及其是否具备演化合理性。通过对以上问题的探讨，以期为亚热带特殊花岗岩地貌促进种群分化提供证据。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

漳州乌山主体位于福建南部与广东交界的诏安、云霄两县境内，为东南海岸平原、东北漳江、西南东溪环绕；南北走向，南北约 45 km，东西约 20 km，面积约 900 km^2。乌山风景区位于乌山中部，主峰海拔 1 050.6 m，山体四周悬崖绝壁，稍有棱角，顶部多少平坦，与附近山谷高差达 215 m。乌山基岩为花岗岩，新近纪后局部构造中度抬升（图版 Ⅰ：B)。乌山主峰红旗岩属幼年（Juvenile stage）至青年（Adolescence stage）发育期花岗岩地貌（Chen et al., 2009），即为典型的堡状峰（图版 Ⅰ：C)。山顶保留中新世统一夷平面的残留部分，山脚堆积深厚风化壳，发育成红壤（崔之久等，2007）。亚热带季风气候，年均降水 1 519.6 mm，夏季均降水 624 mm，冬季均降水 121 mm；日均温 20~27 ℃，夏季最高温 31 ℃，冬季最低温 12 ℃。地带植被为常绿阔叶林，壳斗科、樟科（Lauraceae)、山茶科（Theaceae）等为该地带森林的优势类群（吴中伦和蒋有绪，1997）。



A. 中国与福建行政区划展示了乌山红旗岩所在地；**B.** 年轻的堡状峰在乌山普遍存在：三角形示意红旗岩，箭头示意邻近堡状峰；**C.** 乌山风景区堡状峰景观。

A. China and Fujian administrative divisions showing the location of Hongqiyan in Wushan; **B.** Young castle peaks are prevalent in Wushan: triangle shows Hongqiyan, arrows show neighboring castle peaks; **C.** Castle peak landscape in Wushan Scenic Area.

图版 Ⅰ 福建漳州乌山风景区

Plate Ⅰ Wushan Scenic Area, Zhangzhou, Fujian

1.2 研究样品

样品采集之前，我们查阅了乌冈栎模式标本及中国数字标本馆（Chinese Virtual Herbarium, CVH, https://www.cvh.ac.cn/）的所有普通标本（有照片的标本），2 份模式标本（Cavalerie, J. 3626）均为叶无毛被类型，209 份普通标本中有 1 份采自广西的标本与我们在红旗岩顶所见相似（叶背显著具毛，陈照宙 50295），采集签记录的生境、生活型亦类同。然中国分布之北界未见该性状出现，表明叶背具稳定毛被的性状不是环境直接作用的结果，亦非乌冈栎表型可塑性可简单解释。与此同时，我们在红旗岩顶不但发现叶背具毛的种群，典型原始型亦有分布。

为了解释这些现象，红旗岩顶原始型、变异型与假定的过渡型，以及红旗岩脚原始型的叶片与凭证标本被采集（表 1）。野外观察到的过渡型是相对原始型叶背的几乎完全无毛以及变异型的叶背几乎完全为毛状体覆盖（叶下表皮不可见）而言的，即过渡型虽然拥有宿存性的毛，但其叶下表皮在全株均明显可见，而介于前两者之间。由于原始型的稳定性，允许我们以任意异域环境的乌冈栎种群代表全生境范围的所有乌冈栎群体，来说明红旗岩顶的这种变异（表 1）。5 个（极小）种群被研究，每种群随机选择 3 个成年个体（个体间≥20 m 或最大间隔距离），每个体东西南北重复取样（共 4 片）；考虑到毛状体对气孔性状

的遮盖将不利于后期观察与统计，对变异型每个方向额外采集 1 片叶子，利用解剖刀去除毛被。叶片被切割成叶尖、叶中、叶基三段，保存于 FAA 固定液（38%福尔马林∶冰醋酸∶70%乙醇=1∶1∶18，体积比）中。样品采集时间近相同。叶表皮切片的制作方法参考 Deng 等（2017）。

表 1 种群与叶片样品凭证信息

Table 1 Populations and leaf samples voucher information

编号 Number	种群类型 Population form	凭证标本 Voucher	采集信息 Collection information
1	变异型 Variant form	FJFC20210904 005 (FJFC)	红旗岩顶，乌山风景区，诏安县，福建，中国。23°55′16.75″ N、117°10′26.97″ E，海拔 1 032 m，2021 年 9 月 4 日 Top of the Hongqiyan, Wushan Scenic Area, Zhao’an county, Fujian, China. 23°55′16.75″ N、117°10′26.97″ E, alt. 1 032 m, 4 Sep. 2021
2	过渡型 Intermediate form	FJFC20211212 004 (FJFC)	红旗岩顶，与种群 1 同地。23°55′16.9″ N、117°10′27.29″ E，海拔 1 028 m，2021 年 12 月 12 日 Top of the Hongqiyan, co-located with population 1. 23°55′16.9″ N、117°10′27.29″ E, alt. 1 028 m, 12 Dec. 2021
3	原始型 1 Original form 1	FJFC20211212 001 (FJFC)	红旗岩顶，与种群 1 同地。23°55′16.59″ N、117°10′26.86″ E，海拔 1 028 m，2021 年 12 月 12 日 Top of the Hongqiyan, co-located with population 1. 23°55′16.59″ N、117°10′26.86″ E, alt. 1 028 m, 12 Dec. 2021
4	原始型 2 Original form 2	FJFC20211212 005 (FJFC)	红旗岩脚，与种群 1 同地。23°55′16.82″ N、117°10′40.18″ E，海拔 918 m，2021 年 12 月 12 日 Foot of the Hongqiyan, co-located with population 1. 23°55′16.82″ N、117°10′40.18″ E, alt. 918m, 12 Dec. 2021
5	原始型 3 Original form 3	FJFC20211209 005 (FJFC)	山谷，上坡，青云山峡谷瀑布风景区，永泰县，福建，中国。25°45′40.01″ N、119°0′28.39″ E，海拔 818 m，2021 年 12 月 9 日 Valley, uphill, Qingyun mountain canyon waterfall scenic spot, Yongtai county, Fujian, China. 25°45′40.01″ N、119°0′28.39″ E, alt. 818 m, 9 Dec. 2021

1.3 统计与分析方法

利用 BK5000 型光学显微镜观察叶上下表皮细胞垂周壁、毛状体基、毛状体及气孔。叶表皮术语及特征描述参考 Deng 等（2017）。每切片选 1 个视野（200×）拍摄记录。用 ImageJ 1.53f51 (https://imagej.nih.gov/ij/index.html)计测视野内全部气孔的数目，并测量尺寸（保卫细胞外轮廓的长径及短径）（Arena et al., 2017）。毛状体/毛状体基数目由人工在每个视野中计数得到。随后气孔、毛状体/毛状体基数目转化为密度，气孔尺寸计算出长宽比（长径与短径的比值）。将每片叶子叶尖、叶中、叶基各性状的数据求平均，以排除随机误差。由于四个方向的测量值并无明显的规律，因此将其全部纳入原始数据集，以减小抽样个体数较少可能存在的系统误差。用 SPSS 25 对原始数据集各性状实施 F 检验与多重比较（LSD），对结果具显著性的性状绘制箱型图。P 值≤0.01，认为差异极显著；P 值≤0.05，认为差异显著。

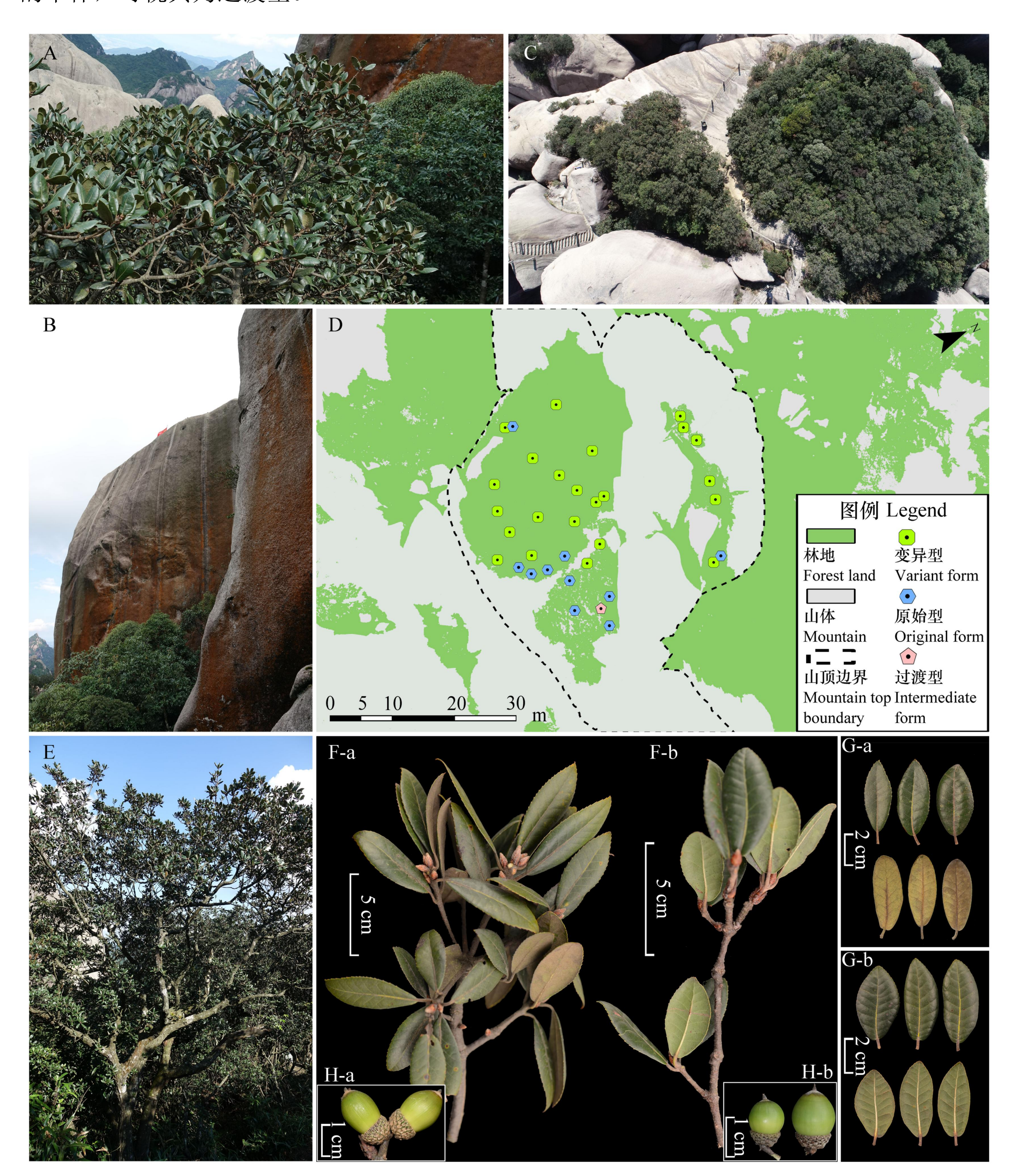
2 结果与分析

2.1 表型变异与空间分布

红旗岩山顶乌冈栎变异型的花序、壳斗、坚果（图版 II：H）、及其它叶性状（形状、大小、质地、颜色及叶缘等）均与原类型无异。唯独叶背密生成熟时不脱落的土黄色或黄褐色星状毛，一年生枝的星状毛也较密集而与原类型不同（图版 II：F-G）。

变异种群生于红旗岩顶的花岗岩风化壳上（图版 II：A-D），在山顶西侧大片生长，集群分布明显，形成以其为优势种的常绿阔叶灌丛群落，伴生种有凤凰润楠（*Machilus phoenicis*）、漳州越橘（*Vaccinium zhangzhouense*）、猴头杜鹃（*Rhododendron simiarum*）等。东侧的小片灌丛以原始型为主，数量较少；而在变异种群外围亦见零星分布。北侧狭长、

地势较低地带的变异型可能由山顶西扩散而来。在原始种群内部，还发现叶背毛稍显发育的个体，可视其为过渡型。



A-B. 生境；**C**. 山顶种群（航拍）；**D**. 变异、原始、过渡型在山顶的分布；**E**. 灌木状植株；**F-H**. 分别示意变异（**a**）与原始（**b**）型带叶枝条（**F**）、叶片（**G**）、壳斗与坚果（**H**）。

A-B. Habitat; **C**. Summit populations (aerial photo); **D**. Distribution of variant, original, and intermediate forms on the summit; **E**. Shrubby tree; **F-H**. Illustrating variant (**a**) and original (**b**) forms of leaf-bearing branches (**F**), leaves (**G**), cupules and nuts (**H**), respectively.

图版 II　红旗岩顶乌冈栎种群的分布与性状变异

Plate II　Distribution and trait variation of *Quercus phillyreoides* populations at the top of Hongqiyan

2.2 叶表皮性状与显著性结果

2.2.1 叶上表皮（图版 III：A-E）

叶上表皮细胞垂周壁厚度均匀，有四种形态：平直、弧形、波状、蜿蜒（图版 III：A, D-E），在各类各地种群间无规律。除在红旗岩脚原始型 2（种群 4）未在视野中观察到单细胞毛状体基（STB）外，其余或多或少存在单细胞（图版 III：A）及复合毛状体基（CTB）（图版 III：B-C, E）两种类型，但均值在 7 mm^{-2} 以内；在青云山原始型 3（种群 5）观察到来源于 STB 的残存的头状毛状体（Ca），然而，均未发现与 CTB 相对应的毛状体类型。**以上表明，各类型种群 STB 与 CTB 在叶上表皮的密度很低甚至于＜1 mm^{-2}，然而即便存在毛状体基，毛状体也不一定发生或容易脱落，这在宏观上的表现即为无毛。**特征统计见表 2。

表 2 调查种群叶上表皮性状统计

Table 2 Statistics of leaf adaxial surface characteristics of investigated populations

编号 Number	种群类型 Population form	叶上表皮 Leaf adaxial surface		
		垂周壁 Anti wall	毛状体类型 T type	毛状体基类型，密度 TB type, density (mm^{-2})
1	变异型 Variant form	str-cur-un/uni		STB/CTB, 6.239±2.866a/4.556±3.049a
2	过渡型 Intermediate form	str-cur/uni		STB/CTB, 3.365±2.896abc/5.608±3.547a
3	原始型 1 Original form 1	str-cur/uni		STB/CTB, 4.697±2.282ab/1.823±1.579a
4	原始型 2 Original form 2	cur-un-sin/uni		STB/CTB, -c/3.739±1.713a
5	原始型 3 Original form 3	str-cur-un/uni	Ca	STB/CTB, 1.963±2.055bc/5.818±3.495a

表注：垂周壁表示 叶表皮细胞垂周壁。**str**. 平直；**cur**. 弧形；**un**. 波状；**sin**. 蜿蜒状；**uni**. 均一厚度；**Ca**. 头状毛状体；**Tst**. 典型星状毛状体；**STB**. 单细胞毛状体基；**CTB**. 复合毛状体基；**Anomocytic**. 无规则型气孔；- 表示密度＜1 mm^{-2}。字母“a”“b”“ab”等表示类别间的差异显著性。

Note: Anti wall indicates anticlinal wall of leaf epidermal cells; **T type**: trichome type; **TB**: trichome base. **str**. straight; **cur**. curved; **un**. undulate; **sin**. sinuous; uni. uniform thickness; **Ca**. capitate; **Tst**. typical stellate trichome; **STB**. simple-celled trichome base; **CTB**. compound trichome base; **Anomocytic**. anomocytic type of stomata; - indicates density＜1 mm^{-2}. The letters “a” “b” “ab”, etc. indicate significant differences between categories.

2.2.2 叶下表皮（图版 III：F-L）

叶下表皮细胞垂周壁在各种群内多少表现出平直、弧形、波状之渐变，厚度均匀（图版 III：H, J）。全部种群均观察到明显的头状毛状体（Ca）及单细胞毛状体基（STB）（图版 III：I-L），后者的密度均值在 0~10.125 mm^{-2} 之间，由表 3 可见原始型、过渡型、变异型的 STB 密度均值递增。尽管复合毛状体基（CTB）各种群均存在（图版 III：F, H-I, K），由其发生的典型星状毛（Tst）却只于红旗岩顶变异型（种群 1）、过渡型（种群 2）及青云山原始型 3（种群 5）中被观察到（图版 III：F-G, I, L）。然而，青云山原始型 3 的叶下表皮星状毛只局限于中脉的基部附近，对应的 CTB 密度均值则＜1 mm^{-2}；相比之，红旗岩顶变异型的 Tst 存在于中脉、任意侧脉或次级脉上，CTB 密度均值达 57.2 mm^{-2}，中脉、侧脉、次级脉上的 CTB 面积逐级减小；过渡型的 CTB 密度均值介于两者之间，为 26.076 mm^{-2}。以上表明，变异型种群与其他种群相比，CTB 或 Tst 的增加很明显，宏观表现为密被星状毛，过渡型的叶背虽有星状毛，但叶下表皮也明显可见，原始型则几乎完全无毛。另外，气孔类型均为无规则型（图版 III：H, J）。各种群气孔密度均值在 453~516 mm^{-2} 之间，气孔尺寸之短径均值介于 24.494~25.812 μm，长径均值介于 28.906~31.047 μm，变异型与原始型在这三个性状的变化无规律。气孔长宽比均值则在原始型（1.187~1.205）、过渡型（1.240）、变异型（1.258）间递增。相关特征统计见表 3。

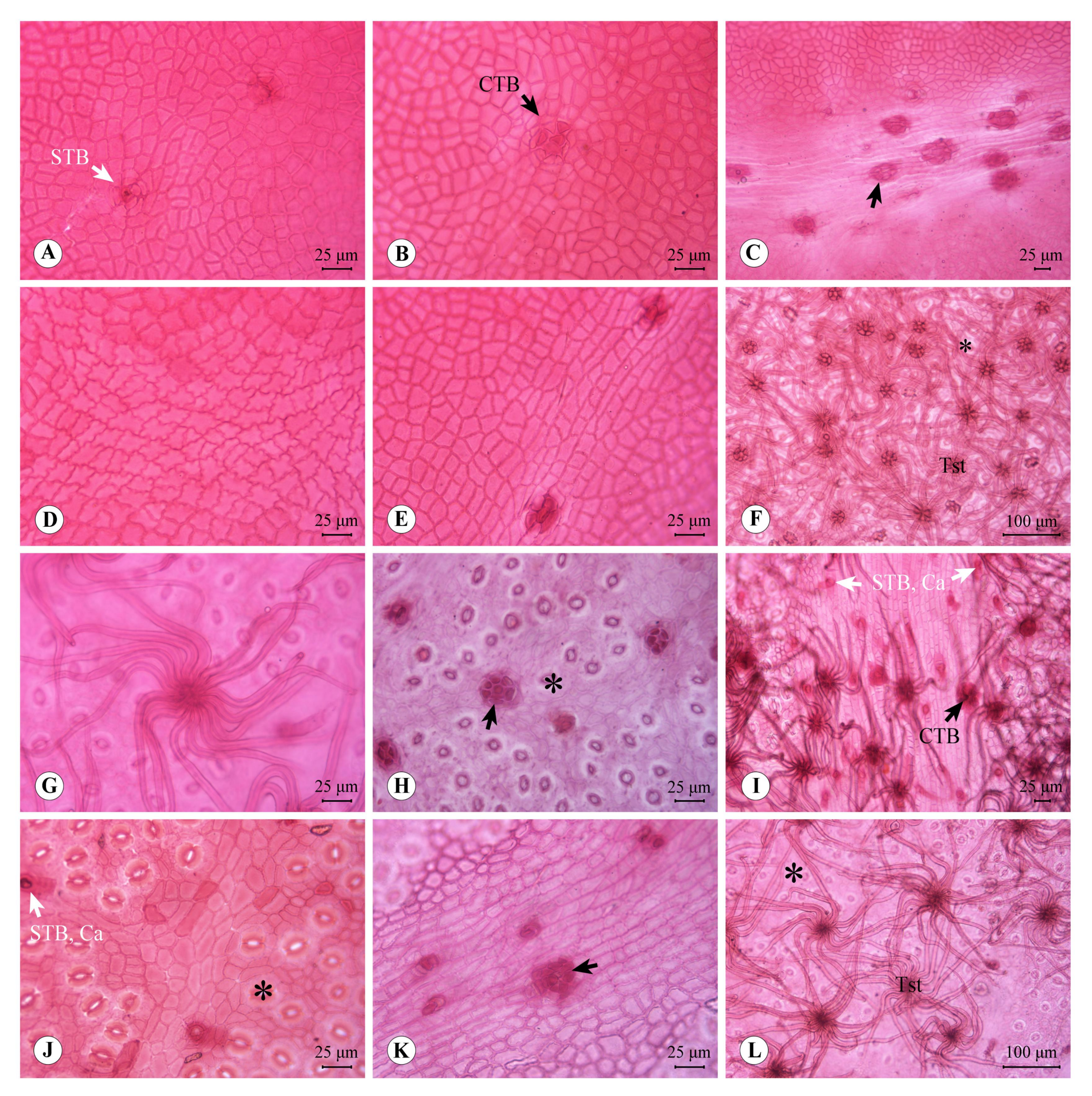
表 3 调查种群叶下表皮性状统计

Table 3 Statistics of leaf abaxial surface characteristics of investigated populations.

编号 Number	种群类型 Population form	Leaf abaxial surface 垂周壁 Anti wall	毛状体类型 T type	毛状体基类型，密度 TB type, density (mm^{-2})	气孔类型，密度 Stomata type, density (mm^{-2})	气孔尺寸 Stomata size (μm)	气孔长宽比 Stomata length-width ratio
1	变异型 Variant form	str-cur-un /uni	Ca/Tst	STB/CTB, 10.125±4.101a/ 57.200±21.847a	Anomocytic, 492.299±36.764a	25.032±1.452a × 30.765±2.135a	1.258±0.042a
2	过渡型 Intermediate form	str-cur /uni	Ca/Tst	STB/CTB, 7.430±2.799ab/ 26.076±7.042b	Anomocytic, 487.651±45.376a	24.596±1.357a × 29.409±1.581a	1.240±0.029a
3	原始型 1 Original form 1	str-cur /uni	Ca	STB/CTB, 3.785±2.743bc/ 1.122±1.799c	Anomocytic, 457.671±56.611a	25.812±1.819a × 31.047±1.790a	1.205±0.027b
4	原始型 2 Original form 2	cur-un /uni	Ca	STB/CTB, -c/0.748±0.648c	Anomocytic, 515.081±91.284a	24.494±0.928a × 28.906±0.877a	1.187±0.011b
5	原始型 3 Original form 3	cur-un /uni	Ca/Tst	STB/CTB, 4.233±3.324bc/ 0.481±0.600c	Anomocytic, 453.885±48.229a	25.539±0.861a × 30.320±1.118a	1.194±0.027b

所有缩写与符号如表 2 所示。

All the abbreviations and symbols are as in Table 2.



A-E. 叶上表皮：**A-C**. 变异型（种群 1），**D**. 原始型 2（种群 4）：示蜿蜒状细胞垂周壁，**E**. 原始型 3（种群

5）。**F-L**. 叶下表皮：**F-I**. 变异型（种群 1）：H 的毛状体被人工去除，**J**. 原始型 3（种群 5），**K**. 原始型 1（种群 3），**L**. 过渡型（种群 2）。黑色箭头示意复合毛状体基（CTB），白色箭头示意单细胞毛状体基（STB）或头状毛状体（Ca），* 指代气孔。所有缩写如表 2 所示。

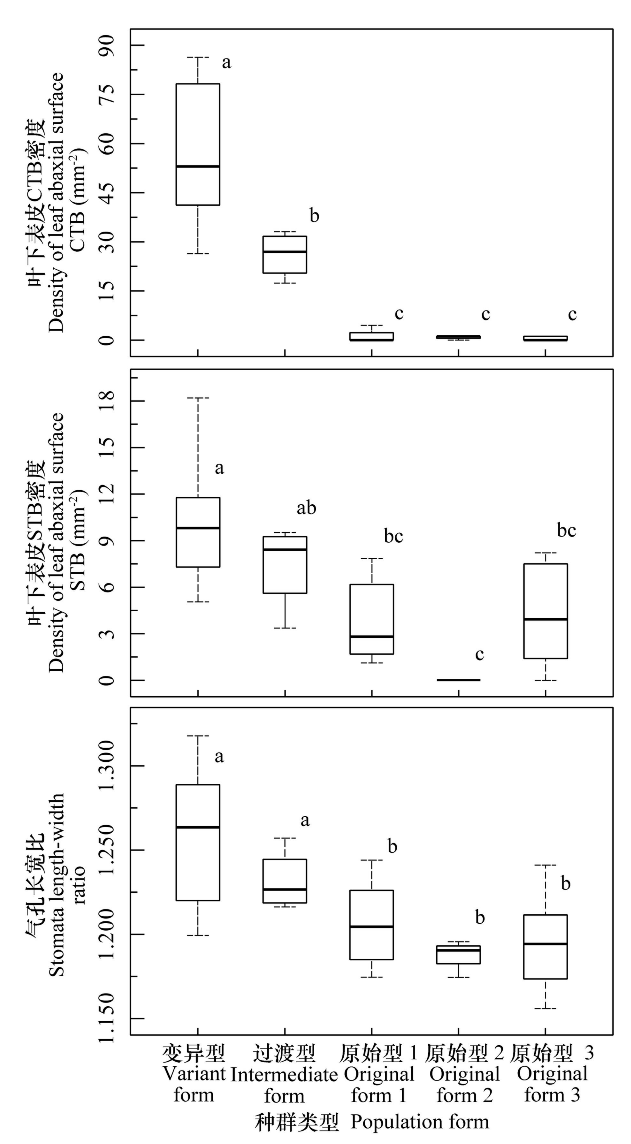
A-E. Leaf adaxial epidermis: **A-C**. Variant form (population 1), **D**. Original form 2 (population 4): showing sinuous anticlinal wall of the cells, **E**. Original form 3 (population 5). **F-L**. Leaf abaxial epidermis: **F-I**. Variant form (population 1): trichomes of H were artificially removed, **J**. Original form 3 (population 5), **K**. Original form 1 (population 3), **L**. intermediate form (population 2). Black arrows showing the CTB, white arrows showing the STB or Ca, * indicates stomata. All the abbreviations are as in Table 2.

图版III 乌冈栎变异、原始、过渡型的叶表皮形态

Plate III Leaf epidermal morphology of variant, original, and intermediate forms of *Quercus phillyreoides*

2.2.3 显著性检验

方差分析结果显示（表 2, 3）：叶上表皮 STB（P=0.002）、叶下表皮 STB（P=0.006）与 CTB（P=0.000 5）密度及气孔长宽比（P=0.002）在不同种群之间存在极显著性差异（$P\leqslant0.01$）。叶上表皮 STB 密度虽然不同种群差异极显著，但经事后检验发现变异型与原始型 2、3，原始型 1 与原始型 2、3 共同贡献了该差异，表明该性状在叶上表皮的发生较随机。叶下表皮的事后检验结果显示叶下表皮 STB 与 CTB 密度及气孔长宽比的差异主要是由变异型引起的（图 1）。即变异型 STB 与 CTB 密度显著大于原始型，无论原始型位于山顶、山脚或异地。而变异型气孔平均长宽比为 1.258，极大值 1.333；原始型均值不大于 1.205，极大值 1.274。这一性状在变异型中多少被增大了，尽管在影像中看上去并不明显。过渡型各性状值均居中间水平，从图 1 可见其摇摆不定的地位。以上表明，变异型在一些叶下表皮性状（STB 与 CTB 密度、气孔长宽比）上与原始型相比发生了显著性变异（$P\leqslant0.01$）。但气孔密度与尺寸，这些对生境颇为敏感的性状在山顶、山脚或异地的种群间未表现出差异性（$P>0.05$）（表 3）。



方框中的粗水平条表示中位数，细水平条表示上、下四分位数，方框外的水平条表示极值。字母“a”“b”“ab”等表示类别间的差异显著性。

The thick horizontal bar in the box indicates the median, the horizontal bar indicates the upper and lower quartiles, and the horizontal bar outside the box indicates the extreme values. The letters “a”, “b”, “ab”, etc. indicate significant differences between categories.

图 1 乌冈栎各类型叶下表皮复合毛状体基、单细胞毛状体基密度及气孔长宽比的箱形图

Fig.1 Box-plot of the density of leaf abaxial surface CTB, STB, and stomata length-width ratio of each form of *Quercus phillyreoides*

3 讨论与结论

3.1 堡状峰生境促进了种群分化

同为花岗岩地貌的岛山导致种群变异和物种形成的案例已经屡见不鲜（Mota et al., 2020；Ruas et al., 2020；Tavares et al., 2022），它们往往归因于距离隔离导致有限的基因流发生的遗传漂变和近交（Barbará et al., 2007；Mota et al., 2020），然而有时异质性生境被认为起到了更大作用驱使同一物种在不同种群间发生分化（Milá et al., 2010；Mallet et al.,

2014）。尽管岛山生境通常更不适合物种的生存，世界上一些地区的岛山却成为生物多样性的中心，如巴西东南部、马达加斯加、澳大利亚西南部，推测与隔离及物种长期的坚持促进分化有关（Porembski, 2007），因此岛山多特有种。

乌山红旗岩是典型堡状峰地貌，与岛山类似，顶部生境与同纬南亚热带季风气候区迥异，与周边地区相比，特殊性表现在：夏季光照强度大，日照时间长；冬季夜间气温低；气温日较差大；降水滞留土壤时间短，雨水冲刷土壤造成流失；土壤本身贫瘠而薄；盛行风速大。一般地，同一物种在一定程度的干燥与适生条件下生长相比气孔密度增大，但当干旱进一步加强，密度将减小，气孔尺寸则在干旱条件下持续减小（Xu & Zhou, 2008）。然而，乌山不同生境下的乌冈栎未表现出这一倾向，在更大空间尺度的栎属植物研究案例中也存在这一现象（sánchez-aceVedo et al., 2022）。由于气孔密度与尺寸往往具有一定关联性（Hetherington & Woodward, 2003），因而不同种群乌冈栎的气孔尺寸与密度一样无显著性差异。

为了应对乌山山顶特殊生境的挑战，在我们的研究中乌冈栎似乎倾向于依赖毛状体并调整气孔的形状，因为结果显示叶下表皮单细胞毛状体基（STB）、复合毛状体基（CTB）及气孔长宽比在不同种群间差异显著。毛状体有吸附空气中水滴、减少蒸腾的功能（Vitarelli et al., 2016；Moles et al., 2020），在冬季具有一定保暖效果（Peng et al., 2015）。就荒漠植物而言在应对寒、旱、盐碱、高温、强辐射等不同非生物胁迫时表皮毛的变化不一，在受机械损伤、干旱、长日照、高光照、盐胁迫时通常会导致表皮毛长度或密度的增大（马亚丽等，2015）。**乌山顶变异型乌冈栎的叶背 STB、CTB 密度与各原始型相比均显著（表 3，图 1），尽管毛状体在极端环境中可能被催生，但山顶原始型 1 的存在，以及与原始型 2、3 之间无显著差异的结果（表 3，图 1），证实环境的短期作用对塑造乌冈栎叶背毛状体的能力有限。**显著增多叶背的星状毛（Tst）势必有助其适应山顶贫瘠土壤储水少、高蒸散导致的干旱，以及冬季花岗岩山体比热小、散热快导致的冷害、冻害。头状毛状体具备合成、贮藏和分泌诸多代谢物的作用（张继伟等，2018），增多的头状毛或能增加乌冈栎应对山顶环境胁迫的抗性。关于环境对毛状体的作用机制，就拟南芥（*Arabidopsis thaliana*）的研究显示，拥有丰富表皮毛的突变体的较于表皮毛缺失突变体其茎、叶蜡质层含有的 C_{32+}脂肪酸混合物含量显著增加，且表皮毛所覆盖的蜡质 C_{32+}脂肪酸含量亦被证实高于周围细胞，表皮毛可联合蜡质层生物合成来利于减少蒸发和调控温度（Hegebarth et al., 2016）。黄瓜（*Cucumis sativus*）表皮毛突变体的研究表明 *GL1* 与 *TTG1* 是叶表皮发生的核心基因，另外 *GL3*、*EGL3* 也是必要的，这些基因的转录产物构成正调控因子（Liu et al., 2016）。但在 *TRY*、*CPC* 等基因转录的负调控因子介导下，表皮毛的发生可受到抑制（Schellmann et al., 2002）。毛状体的发生发育机理研究表明其由多基因调控（张继伟等，2018），变异型乌冈栎叶背毛状体作为山顶环境胁迫响应的产物，可能经历了负调控因子突变、正调控因子转座或增强等过程。堡状峰顶环境因子与毛状体发生的内在联系需进一步研究方可明确。

气孔长宽比实际上反映了气孔开度（stomatal aperture），其变化依赖于受离子及糖控制膨压的副卫细胞、细胞骨架组织、跨膜运输及基因表达的联合作用，大量证据显示单一的刺激性信号通路不足以让气孔开度发生变化（Hetherington & Woodward, 2003）。在本次研究的乌冈栎种群间，与毛状体同理，同一时刻原始型 1 的气孔开度似乎没有因居处堡状峰顶而与山脚或青云山的原始型 2、3 在这一性状上表现出显著差异（表 3、图 1）。但在变异型中，气孔长宽比被显著增大了，即气孔形状发生了变异，干旱、叶温过高或过低经信号传递最终在叶片上表现出气孔开度的减小（姜籽竹等，2015；段骅等，2019），由此直观地推测变异型在同等条件下的蒸腾减少了，以便应对干旱或极端气温，并在大风环境中关闭气孔的机动性得以增强。

综上，堡状峰地貌是变异产生的渊缘，该地貌生境，特别是贫瘠而薄的土壤，导致水热条件差于周围地区，STB、CTB 及气孔长宽比的变异对适应该生境有积极作用。这些性状变异应是稳定的，它们并不受环境胁迫快速而直接地形成；经一年的观察，在变异型或原始型内，不同发育时期亦稳定不变。

3.2 种群分化的可能途径

乌山直接形成于新近纪后中国东南海岸地带不同程度的隆起抬升与风化侵蚀（Chen et al., 2009），更新世末次冰期导致高海拔植物下潜到附近“避难所”（陈冬梅等，2011），在间冰期或全新世（Holocene）很可能让乌冈栎重回山顶。啮齿类是壳斗科种子传播的主要贡献者，但为抵达堡状峰顶，最初的迁移可能依赖于鸟类（Oh, 2015）。原始型乌冈栎抵达山顶后，若受生境胁迫发生适应性演化，便使适应性强的个体具有优势，进而扩大成种群。然而，山顶却存在小范围分布（图版 Ⅱ：D）或零散于变异型周围的原始型种群或个体。首先这表明原始型本身尚可忍耐干旱等极端生境，其次它可看作是基于自然选择与竞争排除原理种群残存的一个剖面，另外鸟类传播这类偶然事件也可能对山顶群落演替产生重大影响，以上两种途径均可导致当前原始型与变异型共存，并且通过杂交让过渡型产生。这意味着，过渡型之所以被观察到，可能是物种形成过程残留的随机变异个体，抑或是杂交的产物。但无论如何，作为风媒树种，四周低地的原始型花粉流应当从未断绝（Ashley, 2021）。红旗岩堡状峰的地理隔离作用可能相当有限, 堡状峰特殊生境显然较地理隔离对变异的产生起到了更大的促进作用。山顶的过渡型及山脚未调查到变异型的现状表明变异型可以与原始型融合而消失。但目前看来，堡状峰的确产生了一定的生态学岛屿效应。

3.3 祖先性状与平行演化

较于气孔长宽比，毛状体的变异在栎属内有更多演化规律。首先需明确，乌山的变异型乌冈栎与拥有类似叶背毛状体的近缘种直线距离超过 300 km，可排除杂交起源。

研究表明，STB 是栎属的祖征，不同演化支或多或少存在，可在种间存在显著的密度差异（Deng et al., 2017），乌山变异型与原始型乌冈栎叶上下表皮 STB 即如此。然而，栎属分子系统结果显示 CTB 在不同支系中多次起源或丢失（Yang et al., 2017；Hipp et al., 2020），冬青砾组不同种的情况不一，因而变异型发生 CTB 密度的变异是可能的。表皮毛发育受多基因直接与间接调控（普莉等，2003），选择促进基因互作与重排，古老祖先多态性分选也可使类似性状反复产生。为解析它们的关系，需利用分子手段做各类型群体的研究。

另外，乌冈栎的毛状体变异在广西的标本（陈照宙 50295），以及 Global Biodiversity Information Facility (GBIF, https://www.gbif.org/) 额外检查的 56 份标本中的 2 份来自日本琉球的标本（Wright, 无号; Type of *Quercus wrightii* = *Q. phillyreoides*）中发现，若这不是单株突变，那便寓示它们之间可能发生了平行演化。

综合以上论述，可得到结论是：福建漳州乌山红旗岩的乌冈栎变异型的叶下表皮单细胞毛状体基（STB）、复合毛状体基（CTB）、气孔长宽比与原始型相比发生了自然变异，即STB、CTB显著增多（$P \leqslant 0.01$），气孔长宽比显著增大（$P \leqslant 0.01$）。乌山堡状峰特殊生境促使变异产生，其具备一定生态与演化合理性。这为亚热带特殊花岗岩地貌促进种群分化提供了有效证据。乌冈栎广泛分布于中国南方及日本，是毛状体发生与演化、平行物种形成等研究的理想对象。中国是世界上花岗岩分布最广的国家之一，又以粤、闽两省最多（占全中国30%~40%）（崔之久等，2007）。构造运动加速花岗岩出露地表，形成极其多样的地貌景观，中、高度隆起形成的堡状峰、峰丛、石林、独立巨峰等在大小空间尺度上广泛存在。特殊花岗岩地貌上的植物区系、群落生态、极小种群、物种演化等有望被进一步关注。

参考文献：

ARENA ET, RUEDEN CT, HINER MC, et al., 2017. Quantitating the cell: turning images into numbers with ImageJ[J]. Wiley Interdiscip Rev Dev Biol, 6(2): e260.

ASHLEY MV, 2021. Answers blowing in the wind: A quarter century of genetic studies of pollination in oaks[J]. Forests, 12(5): 575.

BARBARÁ T, LEXER C, MARTINELLI G, et al., 2008. Within-population spatial genetic structure in four naturally fragmented species of a neotropical inselberg radiation, Alcantarea imperialis, A-geniculata, A-glaziouana and A-regina (Bromeliaceae)[J]. Heredity (Edinb), 101(3): 285-296.

BARBARÁ T, MARTINELLI G, FAY MF, et al., 2007. Population differentiation and species cohesion in two closely related plants adapted to neotropical high-altitude 'inselbergs', Alcantarea imperialis and Alcantarea geniculata (Bromeliaceae)[J]. Mol Ecol, 16(10): 1981-1992.

BYRNE M, KRAUSS SL, MILLAR MA, et al., 2019. Persistence and stochasticity are key determinants of genetic diversity in plants associated with banded iron formation inselbergs[J]. Biol Rev Camb Philos Soc, 94(3): 753-772.

CHEN YX, CUI ZJ, YANG JQ, 2009. Influence of climate and tectonic movements on granite landforms in China[J]. J Geogr Sci, 19(5): 587-599.

CHEN DM, KANG HZ, LIU CJ, 2011. An overview on the potential Quaternary glacial refugia of plants in China mainland[J]. Bull Bot Res, 31(5): 623-632. [陈冬梅，康宏樟，刘春江，2011. 中国大陆第四纪冰期潜在植物避难所研究进展[J]. 植物研究，31(5)：623-632.]

CONCEIÇÃO AA, PIRANI JR, MEIRELLES ST, 2007. Floristics, structure and soil of insular vegetation in four quartzite-sandstone outcrops of "Chapada Diamantina", Northeast Brazil[J]. Rev. Bras. Bot., 30(4): 641-656.

CUI ZJ, YANG JQ, CHEN YX, 2007. The type and evolution of the granite landforms in China[J]. Acta Geographica Sinica, 62(7): 675-690. [崔之久，杨建强，陈艺鑫，2007. 中国花岗岩地貌的类型特征与演化[J]. 地理学报，62(7)：675-690.]

DENG M, JIANG XL, SONG YG, et al., 2017. Leaf epidermal features of Quercus Group Ilex (Fagaceae) and their application to species identification[J]. Rev Palaeobot Palynol, 237: 10-36.

DUAN H, TONG H, LIU YQ, et al., 2019. Research advances in the effect of heat and drought on rice and its mechanism[J]. Chin J Rice Sci, 33(3): 206-218. [段骅，佟卉，刘燕清，等，2019. 高温和干旱对水稻的影响及其机制的研究进展[J]. 中国水稻科学，33(3)：206-218.]

Editorial Committee Of Chinese Flora, Chinese Academy Of Sciences, 1998. Flora of China - Volume 22 - Angiosperms, Dicotyledoneae, Fagaceae, Ulmaceae, Rhoipteleaceae[M]. Beijing: Science Press: 255-257. [中国科学院中国植物志编辑委员会，1998. 中国植物志-第二十二卷-被子植物门 双子叶植物纲 壳斗科 榆科 马尾树科[M]. 北京：科学出版社：255-257.]

FELICIANO DC, De GODOY SM, MARQUES DA SILVA JF, et al., 2022. Landscape genetics reveal low diversity and adaptive divergence in Portulaca hatschbachii (Portulacaceae): an endangered species endemic to rocky outcrops of the Atlantic Forest[J]. Bot J Linn Soc, 200(1): 116-141.

HE K, JIANG XL, 2014. Sky islands of southwest China. I: an overview of phylogeographic patterns[J]. Chin Sci Bull, 59(7): 585-597.

HEGEBARTH D, BUSCHHAUS C, WU M, et al., 2016. The composition of surface wax on trichomes of Arabidopsis thaliana differs from wax on other epidermal cells[J]. Pl J, 88(5):762-

774.
HENNERON L, SARTHOU C, De MASSARY J, et al., 2019. Habitat diversity associated to island size and environmental filtering control the species richness of rock-savanna plants in neotropical inselbergs[J]. Ecography, 42(9): 1536-1547.
HETHERINGTON AM, WOODWARD, FI, 2003. The role of stomata in sensing and driving environmental change[J]. Nature, 424: 901-908.
HIPP AL, MANOS PS, HAHN M, et al., 2020. Genomic landscape of the global oak phylogeny[J]. New Phytol, 226(4): 1198-1212.
JIANG ZZ, ZHU HG, ZHANG Q, et al., 2015. Progress of influence of low temperature on plant photosynthesis[J]. Crops, (3): 23-28. [姜籽竹，朱恒光，张倩，等，2015. 低温胁迫下植物光合作用的研究进展[J]. 作物杂志，(3)：23-28.]
LIANG SJ, WEN FC, 2010. Morphologic Characteristics of the miarolitic alkali feldspar granite in Taimushan Mountian Fujian Province[J]. Geology Fujian, 29(4): 334-346. [梁诗经，文斐成，2010. 福建太姥山晶洞碱长花岗岩地貌特征[J]. 福建地质，29(4)：334-346.]
LIU XW, BARTHOLOMEW E, CAI YL, et al., 2016. Trichome-related mutants provide a new perspective on multicellular trichome initiation and development in cucumber (Cucumis sativus L) [J]. Front Plant Sci, 7: 1187.
LUO D, YUE JP, SUN WG, et al., 2016. Evolutionary history of the subnival flora of the Himalaya-Hengduan Mountains: first insights from comparative phylogeography of four perennial herbs.[J]. J Biogeogr, 43(1):31-43.
MA YL, WANG L, LIU YX, et al., 2015. Uptates on stress tolerance of main accessory structures and their synergetic interaction in desert plants[J]. Pl Physiol J, 51(11):1821-1836. [马亚丽，王璐，刘艳霞，等，2015. 荒漠植物几种主要附属结构的抗逆功能及其协同调控的研究进展[J]. 植物生理学报，51(11)：1821-1836.]
MALLET B, MARTOS F, BLAMBERT L, et al., 2014. Evidence for isolation-by-habitat among populations of an epiphytic orchid species on a small oceanic island[J]. PLoS One, 9(2): e87469.
MILÁ B, WARREN BH, HEEB P, et al., 2010. The geographic scale of diversification on islands: genetic and morphological divergence at a very small spatial scale in the Mascarene grey white-eye (Aves: Zosterops borbonicus)[J]. BMC Evol Biol, 10(1): 158.
MOLES AT, LAFFAN SW, KEIGHERY M, et al., 2020. A hairy situation: Plant species in warm, sunny places are more likely to have pubescent leaves[J]. J Biogeogr, 47(9): 1934-1944.
MOTA MR, PINHEIRO F, DOS SANTOS LEAL BS, et al., 2020. From micro- to macroevolution: insights from a Neotropical bromeliad with high population genetic structure adapted to rock outcrops[J]. Heredity (Edinb), 125(5): 353-370.
OH SH, 2015. Sea, wind, or bird: origin of Fagus multinervis (Fagaceae) inferred from chloroplast DNA sequences[J]. Korean J Pl Taxon, 45(3): 213-220.
PENG DL, YANG N, SONG B, et al., 2015. Woolly and overlapping leaves dampen temperature fluctuations in reproductive organ of an alpine Himalayan forb[J]. J Plant Ecol, 8(2): 159-165.
POREMBSKI S, 2007. Tropical inselbergs: habitat types, adaptive strategies and diversity patterns[J]. Rev. Bras. Bot., 30(4): 579-586.
POREMBSKI S, BARTHLOTT W, 2012. Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions[M]. Berlin: Springer Science & Business Media: 103-176.
PU L, SUO JF, XUE YB, 2003. Molecular control of plant trichome development[J]. Acta Genetica Sinica, 30(11): 1078-1084. [普莉，索金凤，薛勇彪，2003. 植物表皮毛发育的分

子遗传控制[J]. 遗传学报，30(11)：1078-1084.]
RUAS RDB, PAGGI GM, AGUIAR-MELO C, et al., 2020. Strong genetic structure in Dyckia excelsa (Bromeliaceae), an endangered species found on ironstone outcrops in Pantanal, Brazil[J]. Bot J Linn Soc, 192(4): 691-705.
SANCHEZ-ACEVEDOT V, TORRES-MIRANDA A, GUTIERREZ-ARELLANO C, et al., 2022. Variability in leaf morphological traits of an endemic Mexican oak (*Quercus mexicana* Bonpl.) along an environmental gradientt[J]. Bot Sci, 100(3): 579-599.
SCHELLMANN S, KIRIK V, WADA T, et al., 2002. *TRIPTYCHON* and *CAPRICE* mediate lateral inhibition during trichome and root hair patterning in Arabidopsis[J]. EMBO J, 21(19): 5036-5046.
TAVARES MM, FERRO M, LEAL BSS, et al., 2022. Speciation with gene flow between two Neotropical sympatric species (Pitcairnia spp.: Bromeliaceae)[J]. Ecol Evol, 12(5): e8834.
WU ZL, JIANG YX, 1997. Forest zoning in China[M]//China Forest Editorial Committee. Forest in China. Beijing: China Forestry Publishing House: 437-512. [吴中伦，蒋有绪，1997. 中国森林分区[M]//中国森林编辑委员会. 中国森林. 背景：中国林业出版社：437-512.]
XIE XF, YAN HF, WANG FY, et al., 2012. Chloroplast DNA phylogeography of Primula ovalifolia in central and adjacent southwestern China: Past gradual expansion and geographical isolation[J]. J Syst Evol, 50(4): 284-294.
XU ZZ, ZHOU GS, 2008. Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass[J]. J Exp Bot, 59(12): 3317-3325.
YANG FS, QIN AL, LI YF, et al., 2012a. Great genetic differentiation among populations of Meconopsis integrifolia and its implication for plant speciation in the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. PLoS ONE, 7(5): e37196.
YANG J, VAZQUEZ L, CHEN XD, et al., 2017. Development of Chloroplast and Nuclear DNA Markers for Chinese Oaks (Quercus Subgenus Quercus) and Assessment of Their Utility as DNA Barcodes[J]. Front Plant Sci, 8: 816.
YANG YC, ZHOU T, QIAN ZQ, et al., 2021. Phylogenetic relationships in Chinese oaks (Fagaceae, Quercus): Evidence from plastid genome using low-coverage whole genome sequencing[J]. Genomics, 113(3): 1438-1447.
YANG ZY, YI TS, PAN YZ, et al., 2012b. Phylogeography of an alpine plant Ligularia vellerea (Asteraceae) in the Hengduan Mountains[J]. J Syst Evol, 50(4): 316-324.
ZHANG D, HAO GQ, GUO XY, et al., 2019. Genomic insight into “sky island” species diversification in a mountainous biodiversity hotspot[J]. J Syst Evol, 57(6): 633-645.
ZHANG JW, ZHAO JJ, ZHOU Q, et al., 2018. Progress in Research of Plant Trichome[J]. Chin Bull Bot, 53(5): 726–737. [张继伟，赵杰才，周琴，等，2018. 植物表皮毛研究进展[J]. 植物学报，53(5)：726-737.]